



Foto: José Monteiro Soares

# Aspectos Fisiológicos

3

José Moacir Pinheiro Lima Filho  
Bárbara França Dantas  
Joston Simão de Assis  
Cláudia Rita de Souza  
Teresinha Costa Silveira de Albuquerque



## 3.1 Introdução

Neste capítulo, são discutidas as influências dos diversos fatores ambientais sobre os principais processos fisiológicos que influenciam o desenvolvimento e a produtividade da videira cultivada em áreas irrigadas do Nordeste brasileiro. Entretanto, para que as interações sejam entendidas, torna-se necessário o conhecimento de aspectos do processo fotossintético, do comportamento hídrico e, conseqüentemente, da produção de açúcares pela videira.

## 3.2 Fotossíntese

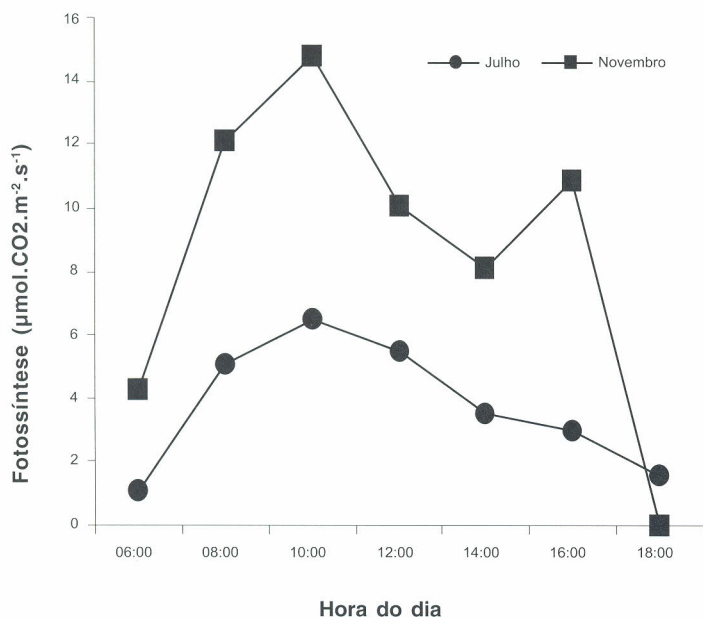
São os açúcares simples, produzidos durante a fotossíntese realizada nas folhas da videira que resultam na formação da parte aérea e do sistema radicular da planta e que também dão origem aos seus produtos e derivados, tais como: uvas, passas, álcool, vinho, vinagre e destilados. Denomina-se fotossíntese ao processo pelo qual todas as plantas produzem energia química, armazenada na forma de açúcares, a partir de energia luminosa, dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) e água. Esse fenômeno complexo ocorre no interior das células das folhas (mesófilo foliar), em estruturas especializadas, denominadas cloroplastos. Estas estruturas contêm pigmentos responsáveis pela captação da radiação solar. A clorofila, que confere a cor verde às plantas, e outros pigmentos acessórios, como os carotenoides, são os responsáveis por captar a radiação solar e transformá-la em energia química. Numa forma simples, a reação da fotossíntese pode ser assim representada:



O processo fotossintético ocorre em duas etapas: 1ª) absorção e transformação da energia da luz em energia química (ATP – adenosina trifosfato); e 2ª) síntese de moléculas orgânicas. A primeira etapa, que ocorre nas membranas dos tilacoides no interior dos cloroplastos, tem como função converter a energia solar em energia química (ATP-adenosina trifosfato) e no poder redutor (NADPH-nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato), além de produzir oxigênio a partir da oxidação da água. Durante a segunda etapa, o ATP e o NADPH produzidos na etapa fotoquímica, são utilizados no processo de redução do carbono atmosférico a carboidratos. Esse processo, que ocorre no estroma (matriz fluida) dos cloroplastos, é conhecido como Ciclo de Calvin e opera em conjunção com as reações fotoquímicas da fotossíntese.

O primeiro passo do ciclo de Calvin compreende a incorporação do  $\text{CO}_2$  atmosférico ao aceptor Ribulose 1-5 bisfospato (RuBP), formando duas moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA), que é um composto estável formado por três átomos de carbono. É esse tipo de composto que classifica a videira como uma planta C-3. A reação de fixação de  $\text{CO}_2$  é catalisada pela função carboxilase da enzima Ribulose 1-5, bisfospato carboxilase oxigenase (Rubisco). Posteriormente, ocorre um desencadeamento de uma série de reações enzimáticas que culminam com a formação de trioses-fosfatos que serão utilizadas para regeneração do aceptor de  $\text{CO}_2$ , responsável pela síntese de amido nos cloroplastos ou síntese de sacarose no citossol. A difusão do  $\text{CO}_2$  atmosférico para o interior do mesófilo foliar ocorre através de poros, denominados estômatos, existentes na epiderme da face dorsal da folha da videira. Assim, em função do comportamento dos fatores ambientais, o nível de abertura dos estômatos controla diretamente as taxas de fotossíntese.

Por outro lado, as taxas fotossintéticas variam em função da cultivar, da fase fenológica, do sistema de condução e das condições ambientais. No Hemisfério Norte, a taxa máxima de fotossíntese líquida na espécie *Vitis vinífera* e em outras do gênero *Vitis* pode atingir  $20 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; entretanto, as taxas comumente encontradas na literatura variam de  $8 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  a  $13 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (WILLIAMS, 1996). Em trabalhos realizados com a uva de mesa cv. Itália no Submédio do Vale do São Francisco, constatou-se que, no mês de julho, as taxas fotossintéticas alcançam valores máximos em torno de  $6,5 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , às 10h, enquanto que no mês de novembro, quando a quantidade de radiação solar incidente torna-se mais elevada, verificou-se uma taxa fotossintética em torno de  $14,8 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figura 1).



**Figura 1.** Valores de fotossíntese da uva de mesa “Itália” observados nos meses de julho e novembro de 1996, Petrolina, PE.

Durante os meses de julho a agosto, constatou-se que a cultivar sem sementes Sugraone apresentou, no período da manhã, valores em torno de  $13,8 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , enquanto, ao meio-dia, as taxas fotossintéticas alcançaram valores da ordem de  $10 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (LIMA FILHO et al., 2005).

A enzima rubisco também possui uma função oxigenase, responsável por catalisar a reação do  $\text{O}_2$  com a RuBP, na presença de luz, dando origem ao composto fosfoglicolato, em um processo denominado fotorrespiração, que implica consumo de NADPH e ATP e perdas de  $\text{CO}_2$  por meio da quebra de moléculas orgânicas já sintetizadas. A incidência de elevadas quantidades de radiação solar, associada à ocorrência de altas temperaturas, favorece o processo da fotorrespiração nas folhas de videira. Ou seja, as perdas de  $\text{CO}_2$  ocasionadas pela fotorrespiração, juntamente com a respiração mitocondrial, reduzem o saldo líquido da fotossíntese, numa porcentagem de 13% a 20% (DURING, 1991).

Parte dos açúcares totais produzidos pela fotossíntese na videira é imediatamente consumida no processo respiratório dos tecidos.

O açúcar residual ou fotossíntese líquida pode ser utilizado tanto para o crescimento da raiz e da parte aérea, como para a produção de frutos. Parte dos fotoassimilados líquidos sintetizados ao longo de um ciclo de cultivo, principalmente aqueles que foram produzidos entre a fase inicial de amadurecimento dos frutos e o final da fase de repouso, é, então, armazenada na raiz, caule e ramos, para ser utilizada na safra seguinte. Quanto maior a quantidade de açúcar armazenado em uma safra, maior o potencial de produtividade da planta na safra seguinte.

Vários são os fatores que afetam as taxas fotossintéticas da videira e, dentre estes, é possível separá-los em fatores internos, tais como: características genéticas, idade da folha, relação fonte/dreno e estado nutricional da planta; e externos, como: energia solar, temperatura, disponibilidade hídrica, adubação. O conhecimento dos principais fatores ecofisiológicos que afetam a fotossíntese, determinante básica da produtividade de biomassa de uma planta, é fundamental para a racionalização de práticas culturais nos vinhedos, como manejo de copa, sistema de condução, orientação das fileiras, espaçamento, manejo de água e nutrientes, entre outros, de forma a assegurar uma alta produtividade e obtenção de frutos de qualidade que atendam às exigências do mercado externo ou que proporcionem a elaboração de vinhos finos e sucos concentrados. Tendo em vista que a quantidade de fotoassimilados armazenados pela videira numa safra pode condicionar o potencial produtivo da planta na safra seguinte, é de vital importância que o viticultor entenda de que forma os fatores internos (fisiológicos) e externos (ambientais), principalmente o clima, influenciam o processo fotossintético de modo a proporcionar o armazenamento de açúcares suficientes para atender às demandas das duas primeiras fases de desenvolvimento da planta.



## 3.2.1 Fatores internos

Entre os fatores internos, a relação fonte-dreno, a idade e o estado nutricional das folhas destacam-se como os mais importantes. Em igual importância, também sobressaem os fatores externos, porém são mais difíceis de ser manejados pelo viticultor em condições de campo, exceto a disponibilidade de água no solo.

### 3.2.1.1 Características genéticas

A intensidade fotossintética das folhas de videira pode variar em função do potencial genético de cada cultivar, pois depende da interação entre genótipo e ambiente, revelando diferentes graus de adaptação das diversas cultivares às condições climáticas de uma determinada região. De acordo com Venturin et al. (2003), nas condições da Serra Gaúcha, três grupos distintos de cultivares de uva para vinho e mesa podem ser classificados com base na eficiência fotossintética, como segue: a) cultivares com alta eficiência – Niágara Branca, Seibel, Concord e Isabel; b) cultivares com eficiência mediana – Gewürstraminer, Pinot Noir, Crimson Seedless, Cabernet Sauvignon, Cabernet Franc, Chardonnay e Sagraone; c) cultivares com baixa eficiência – Malvasia Bianca. Ainda na Serra Gaúcha, Giovannini (2005) constatou que a cultivar de vinho Merlot apresenta uma quantidade de açúcares resultante da atividade fotossintética superior à da ‘Syrah’.

### 3.2.1.2 Idade da folha

A idade da folha é um componente importante para a expressão do potencial genético de produtividade primária da videira. A influência da idade fisiológica do tecido foliar sobre a fotossíntese resulta da combinação de uma série de fatores internos, como a atividade das enzimas de carboxilação, resistência à difusão de  $\text{CO}_2$  (ligada às características anatômicas), concentração de pigmentos, transporte de elétrons, etc. O crescimento da folha de videira mostra um padrão sigmoidal, sendo que sua atividade fotossintética máxima ocorre quando esta atinge o seu tamanho máximo, mas já se torna exportadora de fotoassimilados quando alcança 50% do seu tamanho. Durante o seu crescimento inicial, a folha desenvolve-se às custas de açúcares provenientes da raiz, caule, ramos e demais partes permanentes e, também, de folhas adultas. A taxa fotossintética máxima de uma folha totalmente expandida pode permanecer por até três semanas, diminuindo, em seguida, até a sua senescência total (KINDERMANN et al., 1970).

Dantas et al. (2007), estudando o acúmulo de açúcares provenientes da fotossíntese em folhas da cultivar Syrah, no Submédio do Vale do São Francisco,



constatarem que há um grande aumento no teor foliar durante os primeiros estádios de desenvolvimento. Ou seja, as folhas mais novas, em expansão e sem o aparato fotossintético completamente desenvolvido, apresentam baixos teores foliares de açúcares redutores (principalmente glicose e frutose), de açúcares solúveis totais e de amido. Esses açúcares aumentam gradativamente na folha de posição 5 no ramo, que é a primeira folha completamente expandida e com o aparato fotossintético plenamente desenvolvido. O aumento da atividade fotossintética e, conseqüentemente, do acúmulo de açúcares nas folhas em expansão, ocorre devido ao aumento do teor de clorofila por unidade de área foliar, ao aumento da atividade de enzimas carboxilativas e à diminuição da resistência estomática (KLEWER, 1981).

### 3.2.1.3 Estado nutricional

O estado nutricional das folhas da videira tem muita importância para a expressão de seu potencial genético de produtividade fotossintética. A atividade fotossintética depende de um suprimento adequado de certos elementos minerais que participam da composição química da maioria das substâncias envolvidas nas reações bioquímicas. A influência dos nutrientes na fotossíntese pode ocorrer em várias vias, como o envolvimento direto do fósforo na cadeia de transporte de elétrons (síntese do ATP e do NADPH) nos tilacoides, enquanto que o nitrogênio pode ser utilizado na síntese de proteínas, aminoácidos e clorofila (MOORBY; BESFORD, 1983). A enzima rubisco pode constituir de 30% a 50% das proteínas solúveis existentes nas folhas de plantas C3, representando uma grande parcela de nitrogênio existente na planta (TAIZ; ZEIGER, 2002). Sendo assim, uma deficiência deste mineral pode comprometer a eficiência fotossintética da planta.

A clorofila, pigmento que tem a função de capturar energia solar, é constituída de carbono, oxigênio, hidrogênio, nitrogênio e magnésio. Geralmente, não há problemas para o suprimento dos três primeiros elementos, porém uma adubação desequilibrada pode dificultar a absorção de magnésio ou de nitrogênio, o que resultaria em deficiência no conteúdo de compostos nitrogenados e de clorofila na folha. Por outro lado, deve-se ter cuidado com o excesso de adubação nitrogenada, vez que pode acarretar um elevado vigor vegetativo, que, além de aumentar a competição entre ramos e frutos, favorece o autossombreamento das folhas, ocasionando uma redução da assimilação de CO<sub>2</sub> na planta como um todo.

O potássio e o cálcio são elementos que atuam na regulação do conteúdo de água das folhas por meio da abertura e fechamento dos estômatos, condição essencial para a manutenção de taxas adequadas de fotossíntese.



### 3.2.1.4 Relação fonte/dreno

Além de uma eficiente conversão fotossintética da energia solar, a produtividade de um vinhedo depende da partição dos produtos fotoassimilados favoráveis ao desenvolvimento e maturação das bagas. A relação fonte/dreno é tida como a resposta fotossintética das folhas (fontes) à demanda por seus produtos, pelos outros órgãos da planta que não possuem a capacidade de sintetizar os açúcares. O dreno, portanto, é qualquer parte da planta que consome os produtos sintetizados pelas folhas. Assim, são considerados drenos: frutos, ramos, caules e raízes.

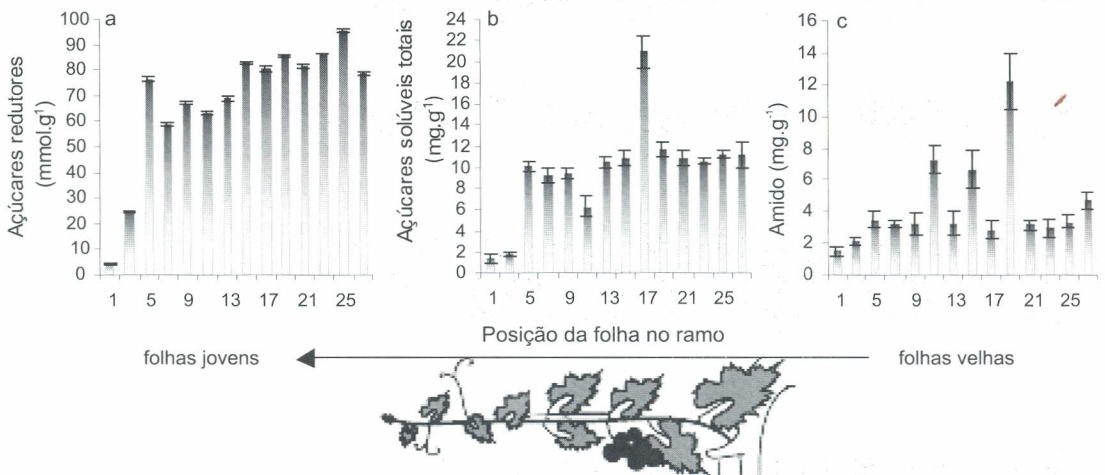
A sacarose, sintetizada no citossol, é a principal forma de açúcar primário translocado das folhas para os demais órgãos da planta, enquanto o amido é sintetizado e armazenado nos cloroplastos durante o dia e hidrolisado durante a noite, para suprir a demanda de açúcares pelos drenos. Sempre que a produção de amido é superior ao consumo noturno, ocorre seu acúmulo nas folhas. Porém, o excesso de amido nas folhas ocasiona reduções das taxas fotossintéticas, mecanismo caracterizado como retroinibição da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2002).

Durante a fase de maturação, os cachos de uva são considerados fortes drenos, podendo regular o metabolismo fotossintético das folhas de videira. A presença de frutos nos ramos pode estimular a taxa de assimilação de carbono nas folhas, por meio do aumento da eficiência de carboxilação da enzima rubisco (CHAVES, 1986). Entretanto, as respostas podem variar em função do potencial produtivo das cultivares. O acréscimo na atividade fotossintética em função da presença de frutos foi verificado somente em cultivares muito produtivas ( $7 \text{ kg.planta}^{-1}$ ), como Ugni Blanc, quando comparadas às cultivares que apresentaram baixas produções ( $< 3,0 \text{ kg.planta}^{-1}$ ), tais como 'Chardonnay' e 'Cabernet Sauvignon' (REGINA, 1995).

A maior dificuldade para potencializar a produtividade da videira em condições de campo é o estabelecimento de uma relação fonte-dreno adequada, para cada cultivar e sistema de cultivo (KINDERMANN, 1968). O manejo da área foliar da videira, por meio de práticas como o desponte, que consiste na supressão da parte apical dos sarmentos e da desfolha, também pode estimular as taxas de fotossíntese das folhas remanescentes (HIDALGO, 1999). A definição da carga produtiva por meio da poda de produção ou raleio dos cachos é também uma forma de melhorar o equilíbrio entre a área foliar e a produção dos frutos. Em termos gerais, para que não ocorra atraso na maturação das bagas, é necessário em torno de  $0,7 \text{ m}^2$  a  $1,0 \text{ m}^2$  de área foliar para cada quilo de uva produzido (JACKSON; LOMBARD, 1993). Entretanto, outros fatores, como índice de área foliar e superfície foliar exposta, podem se tornar os mais apropriados para avaliar os ganhos de carbono no vinhedo, vez que estão mais relacionados com a exposição das folhas à radiação solar, principal fator climático limitante da fotossíntese (WILLIAMS, 1996).



Considerando que, durante as fases de crescimento intenso dos ramos e da primeira fase de crescimento das bagas, ocorre o transporte de quantidades elevadas de açúcares das folhas para os meristemas e para os frutinhas, o teor de amido nas folhas tende a diminuir. Por outro lado, nas fases fenológicas em que não há grande demanda de açúcares pelos drenos, como nas fases finais do ciclo produtivo, o amido tende a se acumular nas folhas, regulando a atividade fotossintética (PIMENTEL, 1998). Durante a maturação das bagas, estas se destacam como os drenos principais (KLEWER, 1981). Sendo assim, os açúcares produzidos pelas folhas são translocados para as bagas, prioritariamente em relação aos meristemas apicais, resultando no acúmulo de açúcares solúveis totais (AST) e amido nas folhas próximas ao cacho (Figura 2). Em videiras cultivar MüllerThurgau (‘Riesling’ x ‘Silvaner’), os teores de glicose e de frutose intensificam-se tanto em folhas basais como nas apicais durante a maturação dos frutos e diminuem ao final do ciclo produtivo (HUNTER et al., 1994). No Submédio do Vale do São Francisco, a concentração de açúcares nas folhas da videira cultivar Syrah aumenta após o início da maturação (DANTAS et al., 2005; DANTAS et al., 2007).



**Figura 2.** Teor de açúcares redutores (a), açúcares solúveis totais (b) e amido (c) em folhas, em diferentes posições no ramo da cultivar Syrah, Petrolina, PE. As barras verticais correspondem ao erro padrão da média.

Fonte: Dantas et al. (2007).

## 3.2.2 Fatores externos

### 3.2.2.1 Radiação solar

Dentre os fatores ambientais que mais afetam a fotossíntese, a radiação solar é considerada o mais importante. A fração do espectro solar responsável pela ativação do processo fotossintético é denominada radiação fotossinteticamente ativa

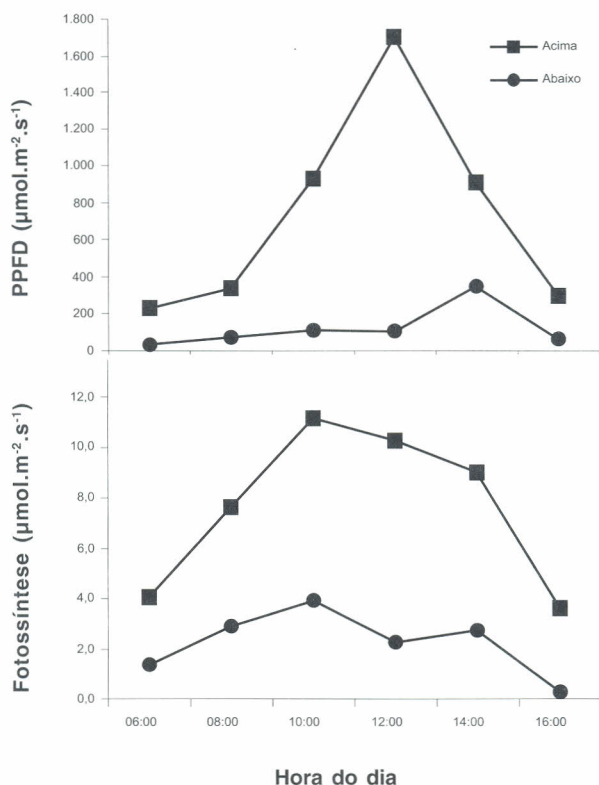


(PAR), e corresponde aos comprimentos de onda na faixa do visível, entre 400 nm e 700 nm. A intensidade luminosa, na qual a fotossíntese atinge seu máximo, é denominada ponto de saturação de luz. De um modo geral, algumas cultivares de videiras começam a apresentar saturação pela luz a partir de valores superiores a  $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ – $700 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  da PAR (CHAVES, 1986). Qualquer aumento na intensidade de radiação solar acima do ponto de saturação não resultará em aumento da taxa de fotossíntese nas folhas da videira.

Denomina-se ponto de compensação de luz a intensidade luminosa na qual não existe fotossíntese líquida, ou seja, a quantidade de  $\text{CO}_2$  fixada é igual à quantidade de  $\text{CO}_2$  consumida pela respiração. No interior do dossel vegetativo da videira, podem existir folhas sombreadas que não estão fotossintetizando na sua capacidade máxima, devido à restrição da luminosidade. Assim, as folhas sombreadas possuem um ponto de saturação de luz menor do que as folhas totalmente expostas à luz solar. Geralmente, as folhas da camada superior da copa, diretamente expostas à luz solar, são as que realizam fotossíntese no nível máximo. As folhas situadas na segunda camada podem alcançar apenas um terço da taxa de fotossíntese máxima, enquanto, nas folhas da camada mais inferior, o produto da fotossíntese é totalmente consumido na respiração dos tecidos foliares, não havendo, portanto, nem ganho nem perda de peso. As folhas desta última camada podem se beneficiar dos *flashes* de luz que penetram no dossel, em consequência do movimento das folhas, provocado pelo vento. Nas condições ambientais do Submédio do Vale do São Francisco, as folhas da camada inferior do dossel da videira cv. Itália, conduzida em latada, podem atingir valores significativamente mais baixos do que os das folhas da camada superior, durante todo o dia, devido à atenuação da radiação fotossinteticamente ativa (Figura 3). Portanto, a eficiência na captação da radiação solar no vinhedo varia em função dos diferentes sistemas de condução, da densidade de plantio, da orientação das fileiras em relação ao deslocamento do sol e da densidade foliar da copa (KINDERMANN; SMART, 1971).

### 3.2.2.2 Temperatura

A temperatura é outro importante fator ambiental que interfere na atividade fotossintética das plantas, visto que esse fenômeno envolve reações bioquímicas cujos catalisadores, as enzimas, são dependentes da temperatura para expressar sua atividade máxima. Em condições de campo, a faixa de temperatura considerada ótima, para que as folhas da videira expressem a sua capacidade fotossintética máxima, situa-se entre  $25^\circ\text{C}$  e  $30^\circ\text{C}$ , podendo atingir valores nulos sob temperaturas próximas de  $45^\circ\text{C}$ . Sob temperatura abaixo de  $20^\circ\text{C}$ , a taxa de fotossíntese torna-se bastante reduzida (KINDERMANN; SMART, 1971). Entretanto, de acordo com Mullins et al. (1992), as folhas de algumas cultivares de videiras podem apresentar



**Figura 3.** Densidade do fluxo de fótons (PPFD) da radiação fotossinteticamente ativa observada nas folhas das camadas superiores e inferiores do dossel e seu efeito sobre a fotossíntese da videira 'Itália' conduzida em sistema de latada, Petrolina, PE.

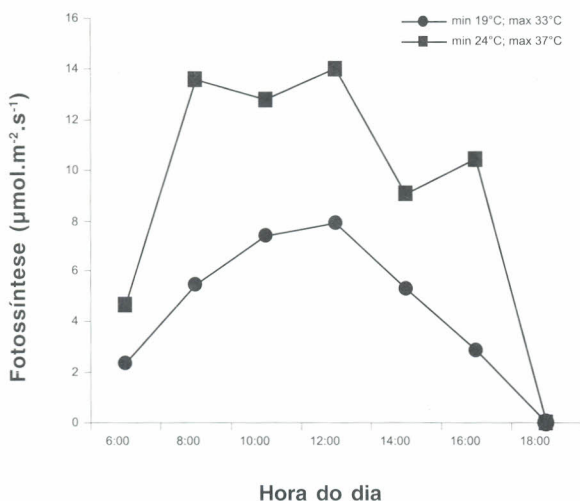
50% da sua taxa máxima de fotossíntese em temperaturas próximas a 45 °C. Este fato pode estar relacionado à adaptação de algumas cultivares de videira a regiões com altos valores de temperatura e luminosidade.

No Submédio do Vale do São Francisco, as médias das temperaturas máximas e mínimas do ar variam de 29,3 °C a 33,8 °C e de 18,0 °C a 22,1 °C, respectivamente, sendo julho o mês mais frio e outubro o mês mais quente do ano (TEIXEIRA; AZEVEDO, 1996). No entanto, trabalhos desenvolvidos nesta região têm mostrado que as taxas fotossintéticas da videira cv. Itália alcançaram valores máximos, oscilando em torno de 7,8  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  e de 13,5  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , nos períodos mais frio e mais quente do ano, respectivamente (Figura 4). O efeito inibitório das altas temperaturas sobre o processo fotossintético está relacionado ao fechamento dos estômatos, à desestabilização das membranas celulares e de enzimas e, ainda, à fotorrespiração (BERRY; BJÖRKMAN, 1980).

### 3.2.2.3 Disponibilidade hídrica

A fotossíntese é um dos processos fisiológicos sensíveis ao estado hídrico da planta. Uma das primeiras respostas da planta à redução do teor de água no





**Figura 4.** Valores de fotossíntese da videira 'Ítália' observados sob duas condições de temperatura do ar, relativas aos meses de junho e novembro de 1996, Petrolina, PE.

solo é o fechamento dos estômatos, condicionando a redução da concentração de  $\text{CO}_2$  no mesófilo foliar, com consequente redução das taxas da fotossíntese (CHAVES, 1991). Frequentemente, as plantas têm que conciliar, por meio da regulação estomática, dois objetivos antagônicos que são a maximização da fixação do  $\text{CO}_2$  e a necessidade de manter os tecidos foliares hidratados, sob condições de baixa disponibilidade hídrica ou elevado déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV). O estresse hídrico na planta ocorre quando o suprimento de água no solo não é suficiente para repor as perdas de água por evapotranspiração.

O termo estresse hídrico indica que o conteúdo de água na planta caiu abaixo do seu valor ótimo, causando, como consequência, distúrbios metabólicos (FITTER; HAY, 1983). Em condições de campo, o déficit hídrico na planta é frequentemente acompanhado pelo aumento da temperatura do ar, da intensidade da radiação solar incidente e do déficit de pressão de vapor da atmosfera.

Além da restrição à difusão do  $\text{CO}_2$ , outros fatores considerados não estomáticos estão também envolvidos na limitação fotossintética, sob condições de deficiência hídrica. A ocorrência de limitações metabólicas como diminuições da síntese ou atividade da enzima rubisco, regeneração da RuBP e diminuição da síntese do ATP podem contribuir para a redução da capacidade fotossintética da planta (FLEXAS et al., 2004; LAWLOR, 2002; PARRY et al., 2002).

Os efeitos do estresse hídrico na fotossíntese da videira têm-se verificado com maior intensidade pela via estomática do que pela via metabólica. Vários autores têm mostrado que a restrição à difusão do  $\text{CO}_2$  ocasionada pelo fechamento estomático, parece ser o fator dominante durante o período de baixa disponibilidade de água no solo, tanto em condições de casa de vegetação (BOTA et al., 2004), como em condições de campo (SOUZA et al., 2005b). A ocorrência de limitações metabólicas da fotossíntese é verificada quando os valores de condutância

estomática situam-se abaixo de  $0,10 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  a  $0,15 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (FLEXAS et al., 2004). De acordo com Kindermann e Smart (1971), a taxa de fotossíntese da videira é reduzida por fatores estomáticos, quando o potencial hídrico na folha atinge de  $-1,3 \text{ MPa}$  a  $-1,6 \text{ MPa}$ . Esse fenômeno é influenciado pelo aumento da resistência residual (LIU et al., 1978).

### 3.3 Comportamento hídrico

Cerca de 80% a 90% da massa dos tecidos dos vegetais são compostos de água. Grande parte desta água está localizada nas células vegetais, onde se constitui em meio ideal para a ocorrência das reações bioquímicas. Além disso, a água apresenta-se como veículo para o transporte de moléculas orgânicas (sacarose no sistema de condução de seiva elaborada), íons inorgânicos (nutrientes das raízes até as folhas, via vasos de condução de água) e gases atmosféricos (difusão de  $\text{CO}_2$  através do mesófilo foliar, durante a fotossíntese). Devido às suas propriedades físico-químicas, a água protege a planta das flutuações rápidas de temperatura, constituindo-se em um meio eficiente de refrigeração das folhas, durante a transpiração (GATES, 1976). Durante esse processo, a água é transferida para a atmosfera, sob a forma de vapor, através dos estômatos. Uma folha de videira totalmente expandida chega a apresentar de 200 estômatos a 300 estômatos por milímetro quadrado, o que lhe permite transpirar, em dez horas, uma quantidade de água equivalente a três ou quatro vezes o seu peso (BLANKE; LEHYE, 1988). Entretanto, a transpiração da videira é baixa no início da brotação das gemas, mas aumenta com o desenvolvimento da superfície foliar e decresce nas últimas semanas de desenvolvimento dos frutos.

A absorção e o movimento da água na videira são influenciados, basicamente, pelo teor de água no solo e pela transpiração, mas não se pode deixar de levar em consideração a distribuição e a atividade do sistema radicular (BASSOI; ASSIS, 1996; SOARES; BASSOI, 1995). Entretanto, a videira poderá sofrer um estresse hídrico moderado, durante as horas de maior demanda evapotranspiratória, porque seu sistema radicular não é capaz de manter o fluxo da água perdida por meio da transpiração (HARDIE; CONSIDINE, 1976). Este fato tem sido constatado em função do déficit de pressão de vapor na atmosfera, observado no Submédio do Vale do São Francisco, principalmente no segundo semestre (Figura 5). Observa-se uma perda de água bastante acentuada em torno das 12h, sendo que, a partir deste horário, a transpiração é reduzida até que o balanço hídrico interno seja restabelecido. Por outro lado, a ocorrência de uma deficiência hídrica prolongada poderá provocar reduções significativas na taxa fotossintética e, conseqüentemente, na produtividade e na qualidade da uva.



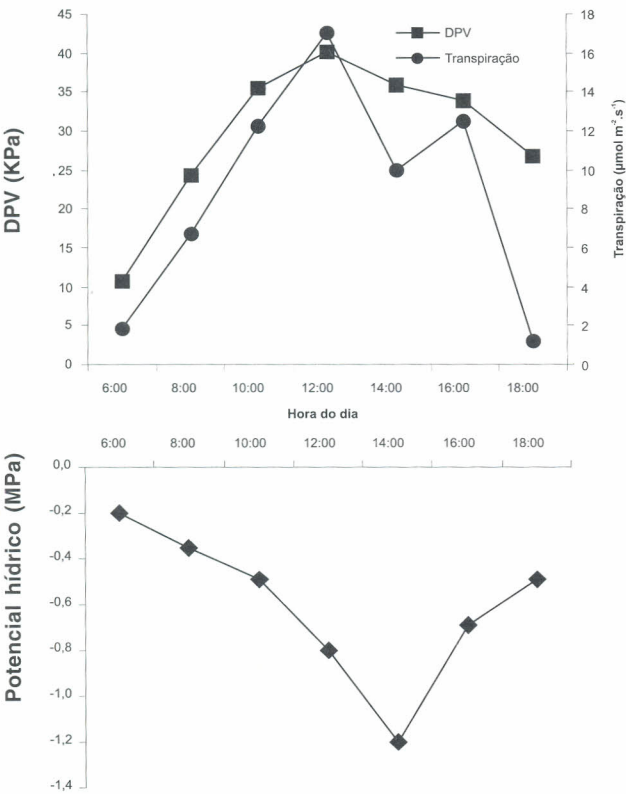


Figura 5. Déficit de pressão de vapor (DPV) e seu efeito sobre a transpiração e o potencial hídrico da videira ‘Itália’, Petrolina, PE.

### 3.3.1 Caracterização do estado hídrico

O estado hídrico da videira é um dos principais fatores que afetam a qualidade da uva, quer pelo seu efeito sobre o crescimento vegetativo e metabolismo fotossintético, quer pelo efeito direto sobre o crescimento e maturação das bagas. Entre os métodos de avaliação do estado hídrico de um vinhedo, o da câmara de pressão (SCHOLANDER et al., 1965) tem sido considerado o mais confiável. Neste método, a folha destacada da planta é inserida em uma câmara lacrada e submetida a uma pressão de um gás inerte (nitrogênio). A pressão necessária para expelir a seiva do xilema corresponde ao potencial hídrico da folha, sendo expressa por meio de valores negativos, em bar ou MPa (1 bar = 0,987 atm; 1 MPa = 9,87 atm). Quanto menos hidratada estiver a planta, maior será a pressão necessária para exsudar a seiva do xilema e mais negativo será o valor do potencial hídrico na planta.

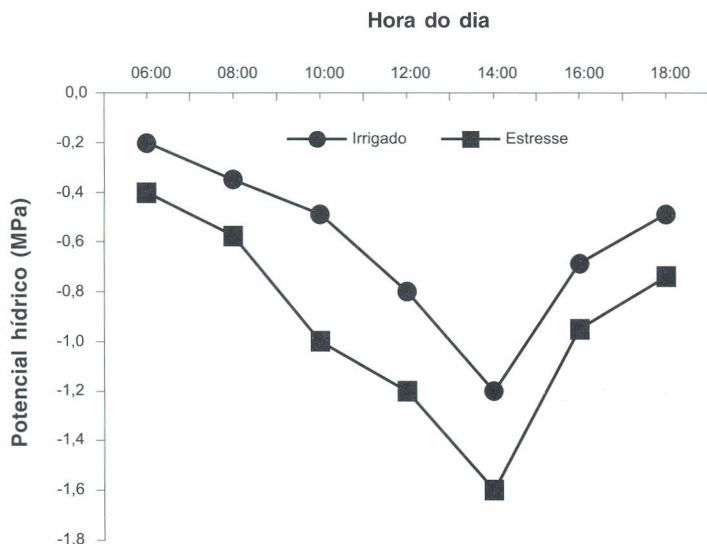
Dependendo de quando e da forma como é realizada a medição, diversos tipos de potenciais hídricos podem ser obtidos quando se utiliza a câmara de pressão. Quando estimado antes do amanhecer, denomina-se potencial hídrico de base ( $\Psi_b$ ) e indica o estado hídrico da planta sem fluxo transpiratório, quando os estômatos

estão totalmente fechados. O  $\Psi_b$  permite estimar o potencial hídrico na zona radicular, pois é considerado estar em equilíbrio com o estado hídrico do solo. O potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{min}$ ), medido nas folhas durante o dia, reflete a combinação de vários fatores, como demanda evapotranspiratória, quantidade de radiação, disponibilidade hídrica do solo, condutividade hidráulica da planta e regulação estomática. Já o potencial hídrico do caule ( $\Psi_{caule}$ ), é medido nas folhas após uma hora de acondicionamento em sacos plásticos e papel alumínio, de modo a impedir a transpiração. O  $\Psi_{caule}$  indica a capacidade da videira de conduzir água do solo para a atmosfera, sendo o resultado da transpiração total da planta e da condutividade hidráulica da raiz e do solo (CHONÉ et al., 2001). Dentre estes, o potencial hídrico de base tem sido considerado um indicador mais sensível de estresse hídrico, principalmente em condições em que a disponibilidade de água no solo é inferior a 50% (CARBONNEAU et al., 2003).

Em trabalhos realizados no Submédio do Vale do São Francisco, com a cultivar Itália, detectou-se que o  $\Psi_b$  em videira irrigada por gotejamento numa frequência diária situou-se em torno de -0,2 MPa, mas durante as horas mais quentes do dia, o  $\Psi_{min}$  alcançou entre -0,8 MPa e -1,2 MPa. Entretanto, sob condições de estresse hídrico, a videira apresentou valores de  $\Psi_b$  entre -0,4 MPa e -0,5 MPa ao amanhecer, e  $\Psi_{min}$  entre -1,2 MPa e -1,6 MPa, nas horas de maior demanda evapotranspiratória (Figura 6). O potencial hídrico em videiras pode atingir valores em torno de -2,83 MPa, dependendo da intensidade da deficiência hídrica do solo e das condições climáticas (VAN ZYL; WEBER, 1981). De acordo com Deloire et al. (2004), vinhedos que apresentam valores de  $\Psi_b$  superiores a -0,2 MPa estão submetidos a um manejo de água considerado adequado, onde a ocorrência de estresse hídrico é suave ou nula. Entretanto, valores de  $\Psi_b$  situados na faixa entre -0,2 MPa e -0,4 MPa indicam que o vinhedo está submetido a condições de estresse hídrico moderado, enquanto valores < -0,4 MPa sugerem condições de estresse hídrico severo. O monitoramento do potencial hídrico com a câmara de pressão (SCHOLANDER, 1965) é uma tecnologia de fácil utilização em parreirais comerciais, visando à otimização do manejo de água (CHONÉ et al., 2001).

O estresse hídrico induz o fechamento dos estômatos da videira. Neste ponto, a resistência imposta pelos estômatos aos fluxos do vapor d'água e ao dióxido de carbono pode alcançar até 75,0 sec.cm<sup>-1</sup> (KINDERMANN; SMART, 1971). Com os estômatos totalmente abertos, essa resistência cai para aproximadamente 1,0 sec.cm<sup>-1</sup> (LIU et al., 1978). Segundo estes autores, os estômatos da videira fecham-se, parcialmente, quando o potencial hídrico atinge cerca de -1,3 MPa. No entanto, quando a irrigação é restabelecida, tanto a reabertura estomática quanto a recuperação do processo fotossintético são lentas, devido ao acúmulo de ácido abscísico (ABA) nas folhas (KLIEWER, 1981).





**Figura 6.** Potencial hídrico da videira cv. Itália observado sob condições normais de irrigação e de deficiência hídrica, Petrolina, PE.

Além de interferir em outros processos fisiológicos, como crescimento e dormência, o ABA atua como regulador do balanço hídrico das plantas sob condições de estresse, induzindo ao fechamento dos estômatos, porém mantendo a absorção de água pelas raízes (TAIZ; ZEIGER, 2002). Porém, o fechamento parcial do poro estomático pode resultar em um aumento na eficiência do uso da água pela videira, ou seja, redução no volume da água transpirada por unidade de matéria seca produzida. Essa vantagem foi detectada em videiras estressadas por baixa disponibilidade de água no solo, ou pelo aumento no déficit de pressão de vapor da atmosfera (DURING, 1987).

Como a videira é uma planta C3, a sua eficiência de uso da água é considerada baixa, cujos valores podem oscilar entre 1,3 e 3,0 g.kg<sup>-1</sup> (VAN ZYL; VAN HUYSSTEEN, 1980, citados por SMART; COOMBE, 1983). Por outro lado, a redução da abertura estomática e, conseqüentemente, da transpiração, poderá provocar aumento na temperatura das folhas. Freeman et al. (1980) observaram incrementos em torno de 10 °C acima da temperatura do ar em folhas de videiras estressadas, devido ao fechamento dos estômatos. A depender da redução do nível de disponibilidade de água no solo e se o aumento da temperatura das folhas for considerado severo, os distúrbios metabólicos e os danos físicos causados às folhas poderão ser irreversíveis.

A sintomatologia de deficiência hídrica apresentada pela videira é dependente do estágio do crescimento no qual o déficit ocorre e da intensidade do mesmo. O primeiro sintoma visível de estresse hídrico é a murcha das folhas e gavinhas mais novas. A persistência desse fenômeno poderá provocar o aparecimento de áreas necrosadas nas folhas, especialmente nas basais, além de induzir a abscisão delas. Além disso, o estresse hídrico provoca reduções no diâmetro

do tronco, o qual é muito sensível à deficiência hídrica (SMART; COOMBE, 1983). Mathews et al. (1987) verificaram que o estresse hídrico reduz o crescimento da parte aérea e que o crescimento do caule é mais afetado pela falta de água no solo que o lançamento de novas folhas. Kliewer et al. (1983) detectaram reduções no crescimento do caule muito antes de ter sido notada qualquer queda no potencial hídrico da planta.

A diminuição do crescimento dos ramos em função do estresse hídrico poderá, ainda, provocar outros efeitos negativos, tais como: a) redução da área foliar com consequente diminuição da capacidade fotossintética das plantas; b) queimadura das bagas devido à exposição à radiação solar direta; c) maior susceptibilidade das plantas a pragas e doenças.

O crescimento reprodutivo da videira é menos sensível ao estresse hídrico do que o crescimento vegetativo (RUHL; ALLEWELDT, 1985). Estudos têm demonstrado que o estresse hídrico reduz a produtividade da videira, mas a extensão dos danos depende da intensidade do estresse e em que fase de desenvolvimento das bagas o déficit hídrico ocorre. Entretanto, quando ocorre nas três primeiras semanas após o início da floração, causa uma redução bastante acentuada na produtividade (SMART; COOMBE, 1983), vez que é nessa fase que ocorre a multiplicação celular nas bagas.

A videira mostra maior sensibilidade ao estresse hídrico quando este ocorre durante a fase de pré-amadurecimento da baga, do que durante a fase de amadurecimento propriamente dita (MATHEWS et al., 1987). A questão é que, durante a fase de pré-amadurecimento ou a segunda fase de crescimento da baga, ocorre o aumento do volume das células. Além disso, o estresse hídrico altera as concentrações de açúcares, antocianinas e acidez nas bagas. Entretanto, a intensidade das alterações observadas na literatura disponível é bastante variável. Alguns estudos têm revelado que o estresse hídrico aumenta a concentração de açúcares (KLIEWER et al., 1983), de antocianina (MCCARTHY et al., 1983 citados por SMART; COOMBE, 1983) e do nível de acidez total (WILDMAN et al., 1976), enquanto outros constataram reduções nesses parâmetros (CRISTENSEN, 1975 citado por SMART; COOMBE, 1983; FREEMAN et al., 1980). Essas discrepâncias são, provavelmente, consequências da variação no nível de estresse imposto e da fase fenológica em que ele ocorreu. Em trabalhos realizados no Submédio do Vale do São Francisco, com a cultivar Itália, detectou-se que a suspensão total da irrigação, até três semanas antes da colheita, melhorou a qualidade da uva e aumentou a sua tolerância ao transporte e armazenamento, sem provocar reduções significativas na sua produtividade (ASSIS et al., 1996).

O tamanho das bagas é um fator determinante na qualidade da uva destinada à elaboração de vinhos finos, vez que o estresse hídrico pode influenciar na relação



película/polpa e qualidade do vinho, principalmente quando se trata de cultivares tintas. Assim, quanto menor for o tamanho das bagas, maior será a razão entre película e polpa, o que favorece o acúmulo de antocianinas, polifenóis e aromas, além de proporcionar cachos mais soltos, aerados e sadios (DELOIRE et al., 2004; DRY et al., 2001; MCCARTHY et al., 2002; WILLIAMS; MATTHEWS, 1990). Uma redução irreversível no tamanho das bagas pode ser alcançada quando o estresse hídrico é implementado antes da fase “pintor”, por restringir a expansão das células, conforme Ojeda et al. (2001). Um estresse moderado geralmente acelera a maturação das bagas e melhora a qualidade do vinho produzido (BRAVDO et al., 1985). O aumento da concentração de açúcares e de antocianina e a redução da acidez das bagas são características desejáveis em uvas para produção de vinho. Além disso, o estresse hídrico pode aumentar a concentração de outros constituintes, como terpenos (MCCARTHY; COOMBE, 1985), e melhorar a qualidade das uvas (MARAIS, 1987).

Os efeitos benéficos do estresse hídrico moderado sobre a composição da uva, também, podem ser obtidos via redução do crescimento das partes vegetativas da videira, de modo a proporcionar um melhor equilíbrio entre a área foliar e a produção de frutos por planta. A redução da superfície foliar, além de diminuir a competição por fotoassimilados entre cachos e ramos, aumenta a exposição dos cachos à radiação solar, estimulando, desta forma, a síntese de antocianinas, principalmente em uvas de colorações avermelhada e preta (JACKSON; LOMBARD, 1993). Entretanto, deve-se ter o cuidado para que não ocorra estresse hídrico severo durante as fases de crescimento e maturação das bagas, vez que o estresse reduz fortemente a capacidade fotossintética da videira, afetando a síntese e a translocação de fotoassimilados das folhas para os cachos, comprometendo, também, a síntese de compostos fenólicos nas bagas (DELOIRE et al., 2004; SOUZA et al., 2005a, 2005b).

### 3.4 Respiração

A fotossíntese e a respiração podem ser expressas de forma bastante simplificada, sendo que a equação comumente usada para resumir a fotossíntese das plantas é:



Por outro lado, a equação utilizada para resumir a utilização do carbono para produção de energia em todos os organismos vivos é:



em que  $[\text{CH}_2\text{O}]$  é a unidade de carboidrato contendo a energia luminosa transformada

em energia química. Cada unidade desta contém cerca de 110 Kcal. Uma molécula de glicose contém seis unidades desta, sendo  $[\text{CH}_2\text{O}]_6 = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ .

A respiração envolve o processo denominado catabolismo ou degradação dos açúcares ou de outros substratos carbônicos, com o consumo de  $\text{O}_2$  e a liberação de  $\text{CO}_2$ , que ocorre no citoplasma e nas mitocôndrias das células. A oxidação de uma molécula de glicose tem potencial para produzir 36 moléculas de ATP. Em termos bioquímicos, a respiração inclui glicólise, via pentoses fosfato, ciclo do ácido tricarboxílico e a cadeia de transporte de elétrons mitocondrial (MULLINS et al., 1992).

A respiração celular pode ser dividida em três etapas, sendo que uma delas ocorre no citoplasma e duas no interior das mitocôndrias. A etapa que ocorre no citoplasma é um processo anaeróbico, que compreende a formação do piruvato (ácido pirúvico), a partir da glicose, e consequente formação de moléculas de ATP. No interior das mitocôndrias, ocorre o chamado ciclo de Krebs. Durante este ciclo, são formadas moléculas com alto valor energético, denominadas nicotinamida adenina dinucleotídeo (NADHs) e flavina adenina dinucleotídeo (FADHs). Estas moléculas são coenzimas reduzidas pela adição de moléculas de  $\text{H}^+$  que serão oxidadas em uma terceira etapa, chamada “cadeia respiratória”, levando à formação de mais moléculas de ATP, necessárias para a realização de todas as funções celulares. Em todas as etapas da respiração celular, as diversas reações de oxirredução são catalisadas por enzimas específicas.

A glicólise é formada apenas por enzimas dissolvidas no citossol ou citoplasma da célula. Como este processo metabólico não exige oxigênio molecular, pode ocorrer na ausência do mesmo, de modo que cada molécula de glicose consumida na fosforilação a nível de substrato resulta em duas moléculas de ATP. Em geral, nas células, a concentração de glicose é muito menor que a do líquido extracelular. Como a glicose é uma molécula com elevado nível de polarização, ela não atravessa a membrana plasmática, mesmo havendo um gradiente de concentração (SALISBURY; ROSS, 1991; TAI; ZEIGER, 2002).

O ciclo de Krebs, ciclo do ácido cítrico ou, ainda, ciclos dos ácidos tricarboxílicos, é uma sequência circular de oito reações bastante complexas que ocorrem na matriz mitocondrial, de modo que, no final, ocorrem o consumo de oxigênio, a liberação de  $\text{CO}_2$  e a formação de moléculas de água (SALISBURY; ROSS, 1991; TAI; ZEIGER, 2002).

A cadeia respiratória, ou cadeia de transporte de elétrons da respiração, é a via de convergência de todo o metabolismo aeróbico celular, que é formada por uma sequência de compostos transportadores de elétrons localizados na membrana mitocondrial interna, de modo que um fluxo de pares de elétrons das coenzimas captadoras ( $\text{NADH}$ ,  $\text{FADH}_2$ ) é dirigido ao oxigênio molecular, resultando em uma



alta liberação de energia. Ou seja, o oxigênio, ao receber o par de elétrons, reduz a água e a energia liberada é dirigida para a síntese do ATP, por meio de um processo associado ao transporte de elétrons, chamado “fosforilação oxidativa” (SALISBURY; ROSS, 1991; TAIZ; ZEIGER, 2002).

Estima-se que de 25% a 75% do  $\text{CO}_2$  assimilado pelas plantas perenes e lenhosas seja consumido no processo de respiração, que está associada ao crescimento de novos tecidos, respiração de manutenção e respiração correspondente aos demais processos metabólicos (WILLIAMS, 1996). Vale salientar que a respiração necessária para o crescimento de tecidos novos consome cerca de 30% da assimilação total de  $\text{CO}_2$ , de modo que a demanda respiratória real depende da fase fenológica em que ocorre a formação de novos tecidos (PENNING DE VRIES et al., 1983; AMTHOR, 1989).

A respiração de crescimento corresponde à queima parcial da glicose, resultando no fornecimento de energia e poder redutor para a síntese dos aminoácidos, lipídios, nucleotídeos e outros compostos secundários (MARSCHENER, 1995).

Na respiração de manutenção das células, a oxidação da glicose tende a ser completa, formando  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$  e produzindo a máxima quantidade de ATP necessária para realização de todos os processos endergônicos ou de oxirredução, tais como: transporte de metabólitos e reações enzimáticas (HAWKER et al., 1991) e manutenção dos teores proteicos por meio da reciclagem de proteínas, que pode consumir até 50% da energia destinada à manutenção (BRYCE; THORNTON, 1996). Valores normais de respiração de manutenção em tecidos vegetais fotossintetizantes variam de 0,015 kg  $\text{CO}_2$  a 0,06 kg  $\text{CO}_2$  por kg de matéria seca por dia (PENNING DE VRIES et al., 1983), sendo que folhas plenamente expostas à luz solar apresentam maior nível de respiração do que folhas sombreadas e em frutos e órgãos de armazenamento, esses valores mostram-se muito mais baixos (SCHULTZ, 1991).

A utilização de vários substratos durante o processo respiratório influencia no quociente respiratório (QR), razão entre moles de  $\text{CO}_2$  produzido por moles de  $\text{O}_2$  consumido. O QR da oxidação completa da glicose durante a respiração é igual a um, sendo maior que o da oxidação de lipídios e menor que o da oxidação de ácidos orgânicos. Assim, medindo-se o QR do tecido em questão, é possível determinar a natureza do substrato utilizado durante uma determinada fase do crescimento vegetativo e reprodutivo da videira (MULLINS et al., 1992).

O principal fator ambiental que controla o QR é a temperatura, de forma que temperaturas crescentes induzem o aumento da respiração até o ponto em que estas se tornem prejudiciais aos tecidos vegetais. A taxa de respiração de uma

folha madura de videira é da ordem de  $0,5 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a  $1 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , sob uma temperatura de  $10^\circ\text{C}$ . Para a maioria dos tecidos vegetais, um aumento de  $10^\circ\text{C}$  na temperatura condiciona uma duplicação da taxa de respiração, que corresponde a um  $Q_{10} = 2$  (MULLINS et al., 1992), a qual tende a se modificar de acordo com a fase fenológica da videira, com a cultivar e com as condições ambientais reinantes. Williams et al. (1987) constataram que a respiração foliar da videira 'Perlette' cultivada em clima desértico era nula, sob uma temperatura de  $10^\circ\text{C}$ , enquanto em clima frio, com temperatura de  $5^\circ\text{C}$ , detectaram que a cultivar Chardonnay apresentou, ainda, valores mais baixos em relação ao processo respiratório.

Schultz (1991) verificou que a respiração medida à noite e/ou no escuro, em folhas de videira, decresce com a idade da folha, durante o desenvolvimento vegetativo da planta. No entanto, esse efeito não é verificado quando o crescimento vegetativo cessa. De modo que o  $Q_{10}$  da respiração escura é  $> 3$ , a partir do início do ciclo produtivo da videira até o início da maturação das bagas (SCHULTZ, 1991). Por outro lado, em folhas totalmente expandidas, foi verificado  $Q_{10} = 2$  para temperaturas entre  $10^\circ\text{C}$  e  $42^\circ\text{C}$  (WILLIAMS, 1996). Entretanto, taxas absolutas de respiração escura em folhas maduras de videira a  $20^\circ\text{C}$  variaram entre  $0,15 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  e  $0,5 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (SCHULTZ, 1991).

## 3.5 Transporte e distribuição de fotoassimilados

### 3.5.1 Distribuição de fotoassimilados nas folhas

As trioses-fosfato (TP) produzidas durante o ciclo de Calvin da fotossíntese possuem três destinos principais: permanecem no cloroplasto das folhas, onde são 1) transformadas em amido e armazenadas, ou transportadas para o citossol; ou 2) transformadas em glicose que será consumida no processo de respiração celular; ou 3) transformadas em sacarose a ser transportada aos demais tecidos vegetais.

A idade da folha de videira afeta a sua concentração de açúcares redutores e não redutores, além da sacarose (DANTAS et al., 2007). Dantas et al. (2007) observaram que as concentrações foliares de glicose e de frutose aumentaram em folhas jovens até folhas com um terço da sua área foliar máxima, sendo que após esse estágio tais concentrações tenderam a cair. Da mesma forma, as concentrações foliares de sacarose e de amido também aumentaram com a idade das folhas (DANTAS et al., 2007).



Quando a sacarose é acumulada no citossol, isto é, quando a taxa de síntese excede a taxa de remoção pelo sistema de transporte da planta, o fotoassimilado é desviado para a formação de amido. Assim, a regulação das sínteses de amido e de sacarose envolve modificações nas concentrações de vários metabólitos e do fosfato inorgânico, bem como no pH ótimo das enzimas envolvidas nesses processos. A frutose 2, 6, bifosfato (F26BP) é um metabólito que tem um importante papel na regulação do metabolismo de carboidratos nas plantas (HUBER, 1986), sendo que sete enzimas têm mostrado respostas a F26BP, entre elas as enzimas que direcionam os fotossintatos para síntese da sacarose ou da frutose (MULLINS et al., 1992).

Além da influência das variações metabólicas, a regulação das sínteses da sacarose e do amido na videira é influenciada pelas condições ambientais e pela relação fonte-dreno. De acordo com Buttrose e Hale (1971), a temperatura da folha da videira pode proporcionar grandes alterações nas concentrações relativas de amido e de sacarose ao longo do dia. De modo que, quando as folhas estão plenamente expostas à radiação solar, a quantidade de amido produzida durante o dia é de até 2,5 vezes maior do que ao amanhecer (ROPER; WILLIAMS, 1989; DANTAS et al., 2007). Dessa forma, a taxa de acúmulo de amido nas folhas é uma função do período fotossintético ao longo do dia, mas não é afetada pelo fotoperíodo (CHATTERTON; SLIVIUS, 1979), vez que o amido é, em geral, acumulado nas folhas durante o dia e degradado durante a noite tanto em condições ambientais controladas (ALLEN et al., 1988; BREEN; POTTER, 1980), quanto em campo (MLLHOLLON; WILLIAMS, 1986). Assim, esse acúmulo de amido dentro do cloroplasto, durante o processo da fotossíntese, é considerado como uma importante reserva de carboidrato para a planta.

Por outro lado, um grupo de pesquisadores acredita que a variação na concentração foliar de carboidratos não estruturais, como açúcares e amido, ao longo do dia, não é significativa. Esta condição pode ser decorrente do fato de que uma folha individual não permanece iluminada e fotossinteticamente ativa ao longo de todo o dia, mesmo que esteja localizada na camada externa do dossel da videira, devido ao seu sombreamento por folhas circunvizinhas e/ou por fileiras adjacentes, ângulo foliar, direção da fileira em relação ao curso do sol. Este resultado também pode indicar que os fotossintatos produzidos nas folhas são rapidamente transportados da folha para outros órgãos da videira (WILLIAMS, 1996; WILLIAMS et al., 1987).

### **3.5.2 Translocação de fotoassimilados na videira**

Os carboidratos sintetizados na fotossíntese, que não foram degradados novamente a CO<sub>2</sub>, pela respiração celular, serão utilizados para o crescimento da planta e para a produção de açúcares para serem armazenados nas bagas, cujos

níveis de distribuição da demanda dos órgãos que compõem a planta variam em conformidade com as distintas fases fenológicas da videira.

Vários estudos têm mostrado que os fotoassimilados e outros compostos orgânicos são transportados por meio dos vasos do floema, sendo que as primeiras evidências indicando o papel do floema nesse transporte vieram das observações feitas em árvores aneladas (TAIZ; ZEIGER, 2002). Na sequência, os afídios deram sua contribuição para a realização desse tipo de estudo, ao introduzirem seus aparelhos bucais em caules e folhas, alcançam o floema, de modo que a pressão de turgor desses vasos força a entrada de seiva no trato digestivo dos afídios, que sai através de suas extremidades posteriores em forma de gotículas. Tal modelo permitiu elucidar grande parte da composição da solução floemática, tais como: proteínas, aminoácidos, ácidos orgânicos, hormônios e açúcares, principalmente sob a forma de sacarose. Foi possível mostrar também que a seiva é transportada sob pressão positiva, pois quando se retira o corpo do afídio, de forma a manter somente o aparelho bucal inserido na planta, pode-se observar que a seiva permanece exsudando por longo tempo. Atualmente, muitos trabalhos têm sido conduzidos com a utilização de isótopos radioativos, como o  $\text{CO}_2$  marcado com  $^{14}\text{C}$  (MORGANTE, 2006).

A sacarose destaca-se como o principal carboidrato translocado em plantas de videira, vez que a sua concentração na seiva varia entre  $0,3 \text{ mol.mL}^{-1}$  e  $0,9 \text{ mol.mL}^{-1}$  de sacarose por mL de seiva elaborada (TAIZ; ZEIGER, 2002). Além da sacarose, o floema transloca outros açúcares não redutores, tais como: rafinose (sacarose + galactose), estaquiose (sacarose + 2 galactoses) e verbascose (sacarose + 3 galactoses) (PERES, 2006).

No entanto, o mecanismo de transporte dos carboidratos no floema ainda não está completamente esclarecido. Várias hipóteses têm sido formuladas, como a do fluxo de massa, que é considerada satisfatória e recebe grande atenção dos pesquisadores. A teoria de translocação proposta por Münch (1930), que envolve tanto a difusão quanto o simples fluxo de massa, tem recebido contribuições de outros grupos de pesquisadores, tendo, assim, sofrido algumas modificações ao longo do tempo.

De acordo com Kliewer (1981) e Pommer e Passos (1990), nas duas primeiras semanas após a brotação, o movimento dos assimilados é essencialmente em direção à ponta dos ramos, que, nesse estágio, dependem de carboidratos e de compostos nitrogenados armazenados em outras partes da planta. As folhas novas não iniciam a exportação de fotoassimilados até que tenham de um terço à metade de seu tamanho máximo. De 2 a 3 semanas após a brotação até o florescimento, o movimento de assimilados é bidirecional, de modo que as folhas situadas nas



proximidades do ápice suprem, prioritariamente de fotossintetizados, a ponta do ramo. Já os fotossintetizados produzidos nas demais folhas do ramo movem-se basalmente para outras partes da planta (esporão, ramos, braços, caule e raízes). A inflorescência demanda pequena quantidade de fotossintetizados.

A partir da formação do fruto até o início do seu amolecimento/mudança de cor (*veraison*), os fotossintetizados movem-se para todas as partes da planta. Contudo, na segunda fase de crescimento e de maturação final da baga, o cacho desponta como o principal dreno de fotossintetizados, enquanto as outras partes da planta apresentam-se como drenos fracos ou com baixa demanda de carboidratos.

Após a colheita, a maioria dos fotossintetizados move-se do ramo para outras partes da planta, destacando-se os tecidos lenhosos e o sistema radicular como os principais locais de armazenamento de reservas para o ciclo consecutivo.

### 3.6 Regulação do crescimento e desenvolvimento

De um modo geral, o crescimento das plantas é manifestado por vários parâmetros, tais como: altura, diâmetro do caule, comprimento dos ramos e aumento da área foliar. No caso da videira, um dos critérios utilizados para medir o seu crescimento é a determinação do peso da matéria fresca (PMF), por ocasião da poda seca. No entanto, como o PMF pode variar com o estado hídrico da planta, o peso da matéria seca (PMS) destaca-se como o critério mais apropriado para medir o crescimento real da planta (TAIZ; ZEIGER, 2002). Porém, na maioria dos casos, tem-se que fazer uma correlação envolvendo ambos os parâmetros, em decorrência do volume de matéria fresca gerada, por ocasião da poda seca.

O crescimento, geralmente, vem acompanhado pela morfogênese e diferenciação. A morfogênese é a modificação do formato de células e órgãos e depende muito do direcionamento da divisão e do crescimento celular. A diferenciação é o processo pelo qual as células sofrem modificações bioquímicas e estruturais, com o objetivo de realizar funções específicas. Esses três processos – crescimento, morfogênese e diferenciação celular – correspondem ao desenvolvimento vegetal (SALISBURY; ROSS, 1991; TAIZ; ZEIGER, 2002). O crescimento e o desenvolvimento das plantas envolvem também a interação de diferentes sinais exógenos e endógenos, que, juntamente com o potencial genético, determinam a configuração da planta. Associada a esses processos, destaca-se a influência dos compostos denominados hormônios vegetais ou fito-hormônios.

De acordo com Castro (2006), fito-hormônios são compostos orgânicos produzidos na planta, os quais, sob concentração equilibrada, promovem, inibem ou modificam os processos morfológicos e fisiológicos da planta. Esse grupo de substâncias inclui as auxinas (AUX), citocininas (CK), giberelinas (GA), ácido abscísico (ABA), etileno (ET), brassinoesteroides (BR) e ácido jasmônico (JA), que atuam sob baixas concentrações e regulam vários aspectos do crescimento e do desenvolvimento das plantas.

Historicamente, os efeitos de cada hormônio têm sido definidos por aplicações de “reguladores de crescimento”, compostos exógenos que provocam reações nas plantas semelhantes àsquelas causadas pelos fito-hormônios.

Quase todos os aspectos do crescimento e do desenvolvimento vegetal sofrem controle hormonal em maior ou menor grau. Um único hormônio pode controlar vários processos celulares, enquanto um único processo pode ser controlado por vários hormônios. Alguns exemplos de processos muito bem estudados são: promoção da maturação dos frutos pelo ET; regulação do ciclo celular pelas AUX e CK; indução da germinação e do crescimento celular pelo GA; e manutenção da dormência de sementes pelo ABA.

Neste seguimento, serão abordados os fito-hormônios anteriormente mencionados, os quais podem ser manipulados por meio da aplicação de reguladores de crescimento visando estabelecer um balanço hormonal direcionado para os principais aspectos da produção da videira no Submédio do Vale do São Francisco. As características da aplicação destas substâncias, como época e concentração, entre outras, serão abordadas no capítulo de manejo neste livro.

### 3.6.1 Auxinas

As auxinas foram os primeiros hormônios vegetais a serem descobertos e, muito provavelmente, são os mais conhecidos. As auxinas são hormônios vegetais produzidos principalmente nas regiões apicais dos ramos e, quando transportados para outras partes da planta, participam do seu crescimento e diferenciação (CASTRO, 2006). Em 1926, Fritz Went conseguiu isolar a auxina dos coleóptilos de aveia em ágar e verificou que essa substância, quando colocada em plântulas de aveia, promovia seu crescimento diferenciado, estabelecendo, assim, o primeiro bioensaio para quantificar hormônios vegetais em plantas (TAIZ; ZEIGER, 2002). Em meados dos anos de 1930, foi descoberta a natureza química da auxina, isolando-se o ácido indolacético (AIA), a mais importante auxina, responsável por numerosos processos biológicos em vegetais (TAIZ; ZEIGER, 2002).



As auxinas atuam nas plantas regulando a divisão e expansão celular, diferenciação vascular, desenvolvimento das raízes laterais e dominância apical. No entanto, uma determinada concentração de auxina, capaz de promover o crescimento do caule de uma planta, poderá inibir o crescimento da raiz dessa mesma planta, demandando, dos outros órgãos, diferentes concentrações deste fito-hormônio para seu máximo alongamento. Concentrações acima de um nível ótimo podem induzir, na planta, a síntese de outros hormônios vegetais, tal como o etileno. O transporte das auxinas naturais é do tipo polar, vez que o movimento ocorre da região apical para a basal, cuja velocidade é da ordem de 5 mm.hora<sup>-1</sup> a 15 mm.hora<sup>-1</sup>, sob temperatura entre 20 °C e 25 °C (CASTRO, 2006).

Em videiras, as auxinas são utilizadas, principalmente, em técnicas de propagação por estacas. Uma das formas mais comuns de favorecer o balanço hormonal para o enraizamento de estacas de porta-enxertos é a aplicação exógena de reguladores de crescimento, tais como ácido indol-butírico (AIB) e ácido naftalenoacético (ANA), que têm a função de elevar o teor de auxinas no tecido (FACHINELLO et al., 1995). Leonel e Rodrigues (1993), estudando o efeito da época da estaquia e de doses de fitorreguladores e de ácido bórico em porta-enxertos de videira, concluíram que a aplicação de AIB, na dose de 2.000 ppm, propiciou um índice de enraizamento da ordem de 88,8%. Hartmann et al. (1990) citam vários trabalhos ilustrando a ação das diferentes auxinas sobre o enraizamento de estacas de videira, mostrando que o ácido naftalenoacético e o ácido indol-butírico são os dois compostos mais eficazes para estimular a iniciação de raízes adventícias em estacas de muitas espécies.

### 3.6.2 Giberelinas

No Japão, rizicultores observaram que algumas plantas de arroz cresciam muito mais rapidamente que outras, mas não produziam. O exame dessas plantas levou à conclusão, em 1926, de que elas estavam infectadas pelo fungo *Gibberella fujikuri*, o qual secretava uma substância que promovia o alongamento celular da planta. Quando este fungo foi cultivado em meio de cultura e seu extrato aplicado em plantas saudáveis de arroz, observou-se que essas plantas cresciam mais rapidamente que as outras. Assim, o isolamento do princípio ativo presente no extrato do fungo levou à identificação das giberelinas (CASTRO, 2006). As giberelinas compreendem mais de 110 tipos diferentes, sendo que muitas delas são precursoras de giberelinas promotoras do crescimento, tais como a GA<sub>1</sub> e a GA<sub>20</sub> (DAVIES, 1995), porém, a GA<sub>3</sub>, ou ácido giberélico, destaca-se como a mais utilizada na agricultura.

As giberelinas constituem a classe de reguladores de crescimento vegetais mais amplamente utilizados na viticultura comercial, visando, principalmente, o aumento do tamanho e fixação das bagas, descompactação dos cachos e eliminação de sementes (Botelho et al., 2004). Os primeiros estudos, segundo Winkler et al. (1974), foram realizados ainda na década de 50, na Califórnia, com a cultivar Black Corinto. Entretanto, para Retamales et al. (1995), a busca de uma alternativa para o uso de ácido giberélico ( $GA_3$ ) é importante, pois esta substância apresenta alguns efeitos indesejáveis na cultura da videira, tais como: redução da fertilidade de gemas, aumento do vigor das plantas, desgrane das bagas pós-colheita e maior suscetibilidade dos frutos às podridões.

Um fenômeno fisiológico que já foi observado em várias cultivares de videira, conhecido como necrose das gemas, está diretamente relacionado com o vigor vegetativo. Esta necrose, normalmente, ocorre na gema central, deixando as duas gemas secundárias laterais sadias, que, normalmente, apresentam baixa fertilidade (LAVEE et al., 1993). Em muitas cultivares de videira, os tratamentos com  $GA_3$  logo após o florescimento, proporcionam uma acentuada redução da produtividade no ciclo consecutivo. Este problema é, na maioria dos casos, acompanhado pelo aparecimento de brotações duplas similares àquelas encontradas em videiras vigorosas. Em estudo realizado por um período de 10 anos em videiras cv. Queen, Lavee et al. (1993) verificaram que tanto videiras vigorosas como aquelas que foram tratadas com  $GA_3$ , apresentavam alta concentração de giberelina livre nas gemas e, em ambas as condições, poderiam estar relacionadas à ocorrência de necroses. Segundo Lavee (1987), gemas de ramos com excesso de vigor contêm, aproximadamente, o dobro de giberelina livre em relação aos ramos com crescimento normal. Além disso, Shikhamany (1999) menciona que a formação de primórdios de inflorescência, também, é inibida.

Giberelinas estão envolvidas na formação e na determinação do desenvolvimento dos *anlagen*, que são protuberâncias meristemáticas que surgem dos ápices das gemas latentes. São primórdios que podem ser direcionados para formar primórdios de inflorescência, de gavinha ou de ramo. Quando estes autores trataram videiras cultivadas em vasos com ácido giberélico ( $GA_3$ , 3 mM–30 mM), ocorreu uma brotação prematura, com crescimento das gemas latentes e formação precoce dos primórdios não diferenciados, no segundo e terceiro nós, em vez de formar-se no quarto e quinto nós, como é normal. No entanto, o *anlagen* formado em plantas tratadas com  $GA_3$  deu origem somente a gavinhas, ficando inibida a formação de primórdios de inflorescência. A formação dos primórdios não diferenciados e o alongamento das gavinhas foram suprimidos pelo uso de chlormequat, um inibidor da biossíntese das giberelinas.



O mais importante efeito da aplicação do  $GA_3$  na viticultura é o aumento do tamanho de bagas de uvas sem sementes, resultante de sua ação sobre o aumento da divisão e da expansão celular. Segundo Pires (1998), dentre as várias hipóteses para explicar como as giberelinas podem estimular a expansão celular, destaca-se a da hidrólise do amido, resultante da produção da  $\alpha$ -amilase que é estimulada pelas giberelinas, incrementando a produção de açúcares, o que aumenta a pressão osmótica no suco celular, favorecendo a entrada de água no interior da célula, resultando na sua expansão.

A resposta ao ácido giberélico no aumento de tamanho de bagas está relacionada ao grau de desenvolvimento da semente. Frutos partenocárpicos, como a cv. Black Corinto, são os mais responsivos, seguidos pelos frutos estenopermocárpicos, como a cv. Thompson Seedless, observando-se menor resposta em frutos com sementes, nos quais a magnitude da resposta depende, ainda, do número de sementes e da fase do seu desenvolvimento (CONSIDINE, 1983). Os efeitos das giberelinas em frutos com diferentes graus de desenvolvimento da semente variam sobretudo em relação à época de resposta. Em cultivares partenocárpicas, a resposta ocorre quando o  $GA_3$  é aplicado imediatamente após a plena floração; cultivares sem sementes estenopermo-cárpicas respondem a aplicações de  $GA_3$  no início de pegamento do fruto, enquanto em cultivares de uvas com sementes, um aumento do tamanho de bagas, quando ocorre, será mais efetivo para aplicações realizadas no final da 1ª fase de crescimento da бага (CONSIDINE, 1983).

### 3.6.3 Citocininas

As citocininas são reguladores vegetais que participam ativamente dos processos de divisão e diferenciação celular, particularmente em cultura de tecidos. Na planta, as citocininas são sintetizadas, principalmente, nas raízes, e transportadas provavelmente no xilema, para outras partes da planta (TAIZ; ZEIGER, 2002). A primeira citocinina extraída de vegetal foi obtida em grãos de milho e denominada zeatina. Outras citocininas obtidas de plantas já foram identificadas como zeatina ribosídeo e isopentenil adenosina. Mais tarde, descobriu-se que certos derivados do DNA, obtidos sob altas temperaturas, eram mais ativos que a adenina na promoção da divisão celular em culturas de tecidos. Estes derivados receberam a denominação de cinetina.

Além de estimular a divisão celular, a mistura de auxinas e de cinetina induz o início da diferenciação celular. Variações nas proporções de auxinas e cinetina colocadas em uma cultura de tecidos podem influenciar fortemente o tipo

de diferenciação celular. Quando a proporção do AIA é superior à de cinetina, certas regiões dos tecidos em cultura formam raízes. Proporções maiores de cinetina resultam no desenvolvimento de caules. Estes fatos demonstram que a divisão e a diferenciação celular exigem a ação conjunta e harmônica de dois reguladores vegetais: auxinas e cinetina (CASTRO, 2006).

As citocininas promovem um retardamento na senescência foliar. Folhas retiradas da planta mostram um envelhecimento acelerado, acompanhado pela decomposição de proteínas e da clorofila. Quando folhas isoladas são tratadas com cinetina, esta aparentemente impede a ação das proteases e RNA-ses da folha, promotoras da senescência. As citocininas também participam da quebra na dominância apical e, quando em maior disponibilidade, promovem o desenvolvimento das gemas laterais (TAIZ; ZEIGER, 2002).

O uso de citocininas na viticultura é recente, não sendo ainda largamente utilizadas como as giberelinas e as auxinas. Diversos trabalhos são encontrados na literatura mencionando os efeitos do CPPU (N-(2-cloro-piridil)-N-fenilureia), uma citocinina, sobre o pegamento dos frutos e o aumento do tamanho de bagas, redução do teor de sólidos solúveis e atraso na maturação de uvas (BEN ARIE et al., 1997; NICKEL, 1986; RETAMALES et al., 1995; REYNOLDS et al., 1992).

### 3.6.4 Etileno

O etileno é um composto orgânico (endógeno ou exógeno) simples e, aparentemente, o único gás que participa de regulação dos processos fisiológicos das plantas. O etileno, considerado um composto orgânico endógeno, atua em concentrações muito baixas e participa da regulação de praticamente todos os processos de crescimento, desenvolvimento e senescência das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2002).

A maior dificuldade nos estudos com o gás etileno é que ele, geralmente, está presente na atmosfera, particularmente nas áreas industrializadas ou com trânsito intenso. Além disso, praticamente todos os compostos orgânicos liberam etileno quando aquecidos ou oxidados. Finalmente, as plantas, quando sujeitas a vários tipos de estresse, tais como ataque de insetos e microrganismos, contato com substâncias tóxicas, exposição a baixas temperaturas e quando submetidas a baixos valores de potenciais de água nos tecidos, podem produzir etileno acima dos níveis esperados, quando comparadas a plantas submetidas a condições ambientais normais (CASTRO, 2006).

O produto sintético precursor de etileno é conhecido como ethephon (ácido (2-cloroetil) fosfônico), ou CEPA, cujo produto comercial é o Ethrel. Na viticultura, o ethephon tem sido utilizado para antecipar a maturação da baga, desenvolver



coloração nas uvas tintas, induzir a abscisão de folhas e frutos; controlar o excessivo vigor vegetativo; aumentar a viabilidade das gemas e estimular o enraizamento de estacas e a germinação de sementes (SZYJEWICZ et al., 1984).

### 3.6.5 Ácido abscísico

Existem evidências de que, no processo de dormência, ocorre um aumento progressivo na concentração de inibidores nas folhas e gemas, tais como o ácido abscísico, e de outros compostos pertencentes ao grupo dos fenóis.

A aplicação exógena de ácido abscísico induz, em muitas plantas, uma dormência similar àquela promovida por dias curtos. Este efeito pode ser anulado pela aplicação de giberelina. No processo de dormência induzido por dias curtos, além do aumento progressivo de inibidores na planta, também ocorre um declínio na concentração de giberelinas endógenas. Aplicação exógena de citocininas e de giberelinas também pode quebrar a dormência em numerosas espécies vegetais. Sabe-se que a exposição das gemas a baixas temperaturas promove a diminuição no conteúdo de inibidores. Quando a temperatura ambiente aumenta gradualmente, após o inverno, as gemas reiniciam seu desenvolvimento, sendo este processo associado a um aumento no nível de giberelinas e de outras substâncias promotoras do crescimento.

O ácido abscísico também atua no mecanismo estomático. Quando as folhas apresentam uma perda de água da ordem de 10% e murcham, ocorre um aumento rápido na concentração de ABA, de cerca de 40 vezes, o que promove o fechamento dos estômatos também de maneira rápida.

O conhecimento destes aspectos apresenta aplicações práticas em relação ao manejo de irrigação com Déficit Hídrico Regulado (RDI) e com Estresse Hídrico Parcial do Sistema Radicular (PRD). A restrição de água às raízes acarreta aumento da concentração de ácido abscísico (ABA), que, ao ser transportado pelo xilema até a parte aérea, ocasiona a redução parcial da abertura dos estômatos. Isso implica menor transpiração, taxa fotossintética e crescimento dos ramos. Como parte das raízes continua sendo irrigada, não há decréscimo do potencial de água na folha, não caracterizando déficit hídrico. No entanto, esse efeito é transiente, necessitando da alternância de ciclos de umedecimento e de secamento de cada lado da planta, para que o processo ocorra novamente. A produção em termos quantitativos e qualitativos não apresentou diferença em relação às plantas irrigadas sem restrição de água (DRY; LOVEYS, 1998; DRY et al., 2000a, 2000b, 2001).

### 3.7 Inibidores de crescimento

Os inibidores de crescimento têm a função de inibir o crescimento vegetativo dos ramos, bloqueando uma ou mais etapas da biossíntese de giberelina. Os retardantes de crescimento podem atuar sobre a redução do vigor dos ramos em plantas muito vigorosas, o que poderá aumentar a fertilidade de gemas (Albuquerque, 1998).

Albuquerque (1998) comenta o fato de que os reguladores de crescimento chlormequat e daminozide reduziram o ritmo de crescimento dos ramos nas plantas de videira das cultivares Thompson Seedless e Itália, e favoreceram a concentração dos teores de alguns macronutrientes.

De acordo com vários autores (COOMBE, 1967; SKENE, 1970; LILOV; ANDANOVA, 1976; MULLINS et al., 1992; ALBUQUERQUE, 1998), o chlormequat induz alterações nos padrões de crescimento e de desenvolvimento das videiras, em contraposição aos efeitos das giberelinas; além disso, favorece a formação de folhas verde-escuras e induz a diferenciação de gemas férteis, efeitos semelhantes aos obtidos com o uso de citocininas.

O chlormequat pode ser também utilizado na videira, em pulverizações ou aplicações localizadas (COOMBE, 1970), antes da antese, para aumentar o número de bagas por cacho, resultando em cachos mais cheios e pesados.

### 3.8 Referências

- ALBUQUERQUE, T. C. S. de. **Absorção de macronutrientes pelas cultivares de videira Thompson Seedless e Itália sob efeito de diferentes retardantes de crescimento e porta-enxertos.** 1998. 63 f. Tese (Doutorado em solos e nutrição de plantas)–Escola Superior de Agricultura Luís de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1998.
- ALLEN, L. H.; VU, J. C. V.; VALLE, R. R.; BOOTE, K. J.; JONES, P. H. Non structural carbohydrates and nitrogen of soybean grown in carbon dioxide enrichment. **Crop Science**, Madison, n. 28, p. 84-94. 1988.
- AMTHOR, J. S. **Respiration and crop productivity.** New York: Springer-Verlag, 1989.
- ASSIS, J. S. de; BASSOI, L. H.; LIMA FILHO, J. M. P.; RIBEIRO, H. A.; SILVA, M. R. da. **Suspensão da irrigação na pré-colheita da uva Itália e sua conservação pós-colheita:** relatório de pesquisa. Petrolina: Embrapa; Fazenda Labrunier, 1996. 10 p.



BASSOI, L. H.; ASSIS, J. S. de. Distribuição do sistema radicular de videiras irrigadas em Latossolo vermelho amarelo do trópico semi-árido. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE CIÊNCIA DO SOLO, 13.; REUNIÃO BRASILEIRA DE BIOLOGIA DO SOLO, 1., SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE MICROBIOLOGIA DO SOLO, 4., REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 6., REUNIÃO BRASILEIRA DE MANEJO E CONSERVAÇÃO DO SOLO E DA ÁGUA, 11., 1996, Águas de Lindóia. **Anais...** Piracicaba: SBSC, 1996. 1 CD-ROM. Seção artigos.

BEN ARIE, R.; SARIG, P.; COHEN AHDUT, Y.; SONEGO, L.; KAPULONOV, T.; LISKER, N. CPPU and GA3 effects on pre- and post-harvest quality of seedless and seeded grapes. **Acta Horticulturae**, The Hague, n. 463, p. 349-357, 1997.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 31, p. 491-543, 1980.

BLANKE, M. M.; LEHYE, A. Stomatal and cuticular transpiration of the cap and berry of grape. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 132, p. 250-253, 1988.

BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, Oxford, 162-671-681, 2004

BOTELHO, R. V.; PIRES, E. J. P.; TERRA, M. M. Efeitos de reguladores vegetais na qualidade de uvas 'Niagara Rosada' na região Noroeste do Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 26, n. 1, p. 74-77, 2004

BRAVDO, B.; HEPNER, Y.; LOINGER, C.; COHEN, C.; TABACMAN, H. Effect on irrigation and crop level on growth yield and wine quality of Cabernet Sauvignon. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, v. 36, p. 132-139, 1985.

BRYCE, J. H.; THORNTON, J. M. Respiration and growth metabolism. . In: ZAMSKI, E.; SCHAFER, A. A. **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York: Marcel Dekker, 1996. p. 115-156.

BUTTROSE, M. S.; HALE, C. R. Effects of temperature on accumulation of starch or lipid in chloroplasts of grapevine. **Planta**, Heidelberg, n. 101, p. 166-170. 1971.

CARBONNEAU, A.; DELOIRE A.; COSTANZA, P. Le potentiel hydrique foliaire: sens des diferentes modalités de mesure. GESCO XIII<sup>ème</sup> JOURNÉES DU GROUPE EUROPÉEN D'ÉTUDE DES SYSTÈMES DE CONDUITE DE LA VIGNE (GESCO), 13., 2003, Montevideo, Uruguay, 2003. [Actas...] Montevideo: GESCO, 2003.

CASTRO, P. R. C. **Agroquímicos de controle hormonal na agricultura tropical**. Piracicaba: DIBD: Esalq-USP, 2006. 46 p. (Série Produtor Rural).

CHATTERTON, J. J.; SLIVIUS, J. E. Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves. **Plant Physiology**, Bethesda, n. 64, p. 749-753, 1979.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 42, p. 1-16, 1991.

CHAVES, M. M. **Fotossíntese e repartição dos produtos de assimilação em *Vitis vinífera* L.** 1986. 220 f. Tese (Doutorado)—Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa.

CHONÉ, X.; VAN LEEUWEN, C.; DUBOURDIEU, D.; GAUDILLÈRE, J. P. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. **Annals of Botany**, London, v. 87, 477-483, 2001.

CONSIDINE, J. A. Concepts and practice of use of plant growth regulating chemicals in viticulture. In: NICKEL, L. G. (Ed.) **Use of plant growth regulators in agriculture**. Boca Raton: CRC, 1983. v. 1, p.89-183.

COOMBE, B. G. Effect of growth retardants on *Vitis vinífera*. **Vitis**, Geneva, v. 6, p. 278-287, 1967.

COOMBE, B. G. Fruit set in grape vines: the mechanism of the CCC effect. **Journal of Horticultural Science**, Ashford Kent, v. 45, p. 415-425, 1970

DANTAS, B. F.; RIBEIRO, L. S.; PEREIRA, M. S. Teor de açúcares solúveis e insolúveis em folhas de videiras Syrah em diferentes posições no ramo e épocas do ano. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 29, n. 1, p. 042-047, 2007.

DANTAS, B. F.; RIBEIRO, L. S.; SILVA, A. P.; LUZ, S. R. S Foliar carbohydrates content and invertase activity in vines at São Francisco River Valley - Brazil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 27, n. 2, p. 198-202, 2005

DAVIES, P. J. Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology. 2. ed. Amsterdam: Kluwer, 1995. 357 p

DELOIRE, A.; CARBONNEAU, A.; WANG, Z.; OJEDA, H. Vine and water: a short review. **Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin**, Bordeaux, v. 38, n. 1, p. 1-13, 2004.

DRY, P. R.; LOVEYS, B. R. Factors influencing grapevine vigour and potential for control with partial rootzone drying. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, Glen Osmond, v. 4, n. 3, p. 140-148, 1998

DRY, P. R.; LOVEYS, B. R.; DURING, H. Partial drying of the rootzone of the grape. I. Transiente changes in shoot growth and gas exchange, **Vitis**, Geneva, v. 39, p. 3-7, 2000a.

DRY, P. R.; LOVEYS, B. R.; DURING, H. Partial drying of the rootzone of the grape: II. Changes in the pattern of root development, **Vitis**, Geneva, v. 39, p. 9-12, 2000b.

DRY, P. R.; LOVEYS, B. R.; MCCARTHY, M. G.; STOLL, M. Strategic irrigation management in Australian vineyards. **Journal International des Sciences de la vigne et du vin**, Bordeaux, v. 35, n. 3, p. 129-139, 2001.

DURING, H. Determination of the photosynthetic capacity of grapevine leaves. **Vitis**, Geneva, v. 30, p. 49-56, 1991.

DURING, H. Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. **Vitis**, Geneva, v. 26, p. 9-18, 1987.



FACHINELLO, J.; HOFFMANN, A.; NACHTICAL, J. C.; KERSTEN, E.; FONTES, G. R. L. **Propagação de plantas frutíferas de clima temperado**. Pelotas: UFEPEl, 1995. 178 p.

FITTER, A. H.; HAY, R. K. M. **Environmental physiology of plants**. London: Academic Press, 1983. 355 p.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; CIFRE, J.; ESCALONA, J. M.; GALMÉS, J.; GULÍAS, J.; LEFI, E. K.; MARTÍNEZ CAÑELLAS, S. F.; MORENO, M. T.; RIBAS-CARBÓ, M.; RIERA, D.; SAMPOR, B.; MEDRANO, H. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. **Annals of Applied Biology**, Cambridge, v. 144, p. 273-283, 2004.

FREEMAN, B. M.; LEE, T. H.; TURKIGTON, C. R. Interaction of irrigation and pruning level on grape and wine quality of Shiraz vines. **American Journal Enology and Viticulture**, Reedley, v. 31, p. 124-135, 1980.

GATES, D. M. Energy exchange and transpiration. In: LANGE, O. L.; KAPPEN, L.; SCHULZE, E. D. (Ed.). **Water and plant life**. Berlin: Springer Verlag, 1976. p. 137-147. (Ecological Studies, 19).

GIOVANNINI, E. **Produção de uvas para vinho, suco e mesa**. 2. ed. Porto Alegre: Renascença, 2005. 386 p

HARDIE, W. J.; CONSIDINE, J. A. Response of grapes to water deficit stress in particular stages of development. **American Journal of Enology and Viticulture**, Redley, v. 27, p. 55-61, 1976.

HARTMANN, H. T.; KESTER, D. E.; DAVIES JÚNIOR, F. T. **Plant propagation: principles and practices**. 5 ed. New Jersey: Prentice Hall, 1990. 647 p.

HAWKER, J. S.; JENNER, C. F.; NIEMIETZ, C. M. Sugar metabolism and compartmentation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, n. 125-129, 1991.

HIDALGO, L. F. C. **Tratado de viticultura general**. Madrid: Mundi-prensa. 1999, 1172 p.

HUBER, S. C. Fructose 2,6-bisphosphate as a regulatory metabolite in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, n. 37, p. 233-246, 1986

HUNTER, J.; SKRIVAN, R.; RUFFNER, H. P. Diurnal and seasonal physiological changes in leaves of *Vitis vinifera* L.: CO<sub>2</sub> assimilation rates, sugar levels and sycrolytic enzyme activities. **Vitis**, Geneva, n. 33, p. 189-195, 1994.

JACKSON, D. I.; LOMBARD, P. B. Environmental and management practices affecting grape composition and wine quality – A review. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, v. 44, n. 4, p. 409-430, 1993.

KINDERMANN, P. E. Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature, and leaf age. **Vitis**, Geneva, n. 7, p. 213-220, 1968.

KINDERMANN, P. E.; KLIEWER, W. M.; EHARRIS, J. M. Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. **Vitis**, Geneva, n. 9, p. 97-104, 1970.

KINDERMANN, P. E.; SMART, R. E. Effect of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. **Photosynthetica**, Prague, n. 5, p. 6-15, 1971.

KLIEWER, W. M. **Grapevine physiology**: how does a grapevine make sugar? Davis: University of California, 1981. 13 p. il. (University of California. Leaflet, 21231).

KLIEWER, W. M.; FREEMAN, B. M.; HOSSOM, C. Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines: I. Degree of water stress and the effect on growth and yield. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, v. 34, p. 186-196, 1983.

LAVEE, S. Usefulness of growth regulators for controlling vine growth and improving grape quality in intensive vineyards. **Acta Horticulturae**, The Hague, n. 206, p. 89-108, 1987.

LAVEE, S.; ZIV, M.; MELAMUD, H. The involvement of gibberelins in controlling bud development of grapevines (*Vitis vinifera* L.). **Acta Horticulturae**, The Hague, v. 329, p. 177-182, 1993.

LAWLOR, D. W. Limitations to photosynthesis in water stressed leaves: stomata vs metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 871-885, 2002.

LEONEL, S.; RODRIGUES, J.D. Efeito da época de estaquia, fitorreguladores e ácido bórico no enraizamento de estacas de porta-enxertos de videira. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 50, n. 1, p. 33-39, 1993.

LILOV, D.; ANDONOVA, T. Cytokininis, growth, flower and fruit formation in *Vitis vinifera*. **Vitis**, Geneva, v. 15, p. 160-170, 1976.

LIMA FILHO, J. M. P.; SOARES, J. M. S.; NASCIMENTO, T.; MOURA, M. S. B. de. Comportamento ecofisiológico da videira "Superior Seedless" em cultivo protegido, sob condições Semi-Áridas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA 10., 2005, Recife. **Anais...** Recife: SBFV, 2005. 1 CD-ROM.

LIU, W. T.; POOL, R.; WENKERT, W.; KRIEDEMANN, P. E. Changes in photosynthesis, stomatal resistance and abscisic acid of *Vitis labruscana* through drought and irrigation cycles. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, v. 29, p. 239-246, 1978.

MARAIS, J. Terpene concentration and wine quality of *Vitis vinifera* L. cv. Gewurztraminer as affected by grape maturity and cellar. **Vitis**, Geneva, v. 26, p. 231-245, 1987.

MARSCHENER, H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 920p.

MATHEUS, M. A.; ANDERSON, M. M.; SCHULTZ, H. R. Phenologic and growth responses to early and late season water deficits in Cabernet franc. **Vitis**, Geneva, v. 26, p. 147-160, 1987.

MCCARTHY, M. B.; LOVEYS, B. R.; DRY, P. R.; STOLL, M. Regulated deficit irrigation and partial rootzone drying as irrigation management techniques for grapevines. In: DEFICIT irrigation practices. Rome: FAO, 2002.

MCCARTHY, M. G.; COOMBE, B. G. Water status and winegrape quality. **Acta Horticulturae**, The Hague, n. 171, p. 447-456, 1985.



MOORBY, J.; BESFORD, R. T. Mineral Nutrition and Growth. In: *ENCYCLOPEDIA of Plant Physiology: inorganic plant nutrition*. New York: Springer-Verlag, 1983. p. 481-521.

MORGANTE, P. G. **Transporte:** xilema e floema. Disponível em: <<http://www.scribd.com/doc/3319816/Transporte-Floema-e-Xilema>>. Acesso em: 29 jul 2006.

MULLINS, M. G.; BOUQUET, A.; WILLIAMS, L. E. **Biology of grapevine**. Cambridge: Cambridge University Press. 1992. 239 p.

MÜNCH, E. **Die stoffbewegungen in der pflanze**. Jena: Gustav Fisher, 1930. 234 p.

NICKEL, L. G. The effects of N-(2-chloro-4-pyridil)-N'- phenylurea and the 2-chloro-benzyl ester of dicamba on the growth and sugar contents of grapes. **Acta Horticulturae**, The Hague, n. 179, p. 805-806, 1986.

OJEDA, H.; DELOIRE, A.; CARBONNEAU, A. Influence of water deficits on grape berry growth. **Vitis**, Geneva, v. 40, n. 3, p. 141-145, 2001.

PARRY, M. A. J.; ANDRALOJC, P. J.; DHAN, S.; LEA, P. J.; KEYS, A. J. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 833-838, 2002.

PENNING DE VRIES, F. W. T.; VAN LAAR, H. H.; CHARDON, M. C. M. Bioenergetics of growth of seeds fruits and storage organs. In: *SYMPOSIUM ON POTENTIAL PRODUCTIVITY OF FIELD CROPS UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTS*, 1983, Los Baños. **Proceedings...** Los Baños: IRRI, 1983.

PERES, L. E. P. **Transporte no floema**. Disponível em: <[http://www.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/09\\_ransporte\\_de\\_solutos\\_organicos/Floema.pdf](http://www.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/09_ransporte_de_solutos_organicos/Floema.pdf)>. Acesso em: 29 jul. 2006.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Seropédica: Edur, 1998. 150 p.

PIRES, E. J. P. Emprego de reguladores de crescimento em viticultura tropical.. In: EPAMIG. (Org.). **Informe Agropecuário**. Belo Horizonte, v. 19, p. 40-57, 1998.

POMMER, C. V.; PASSOS, I. R. S. **Fisiologia da videira:** como produz açúcar uma videira. Campinas: IAC, 1990. 20 p. (Documentos IAC, 20).

POTTER, J. R.; BREEN, P. J. Maintenance of high photosynthetic rates during the accumulation of high leaf starch levels in sunflower and soybean. **Plant Physiology**, Bethesda, n. 66, p. 528-531, 1980.

REGINA, M. A. Influência dos frutos sobre a fotossíntese da folhas em *Vitis vinifera*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 72, n. 2, p. 165-169. 1995.

RETAMALES, J.; BANGERTH, F.; COOPER, T.; CALLEJAS, R; NITO, N.; LOONEY, N.E.; NEVINS D.J.; HALEVY, A.H. Effects of CPPU and GA3 on fruit quality of Sultanina table grape. **Acta Horticulturae**, The Hague, v. 26, n. 394, p. 149-157, 1995

- REYNOLDS, A. G.; WARDLE, D. A.; ZUROWSKI, C.; LOONEY, N. E. Phenylureas CPPU and thidiazuron affect yield components, fruit composition, and storage potential of four seedless grape selections. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 117, p. 85-89, 1992
- ROPER, T. R.; WILLIAMS, L. E. Net CO<sub>2</sub> assimilation and carbohydrate partitioning in grapevine leaves in response to trunk gridling and gibberellic acid application. **Plant Physiology**, Bethesda, n. 89, p. 1136-1140, 1989.
- RUHL, E.; ALLEWELDT, G. Investigations into the influence of time of irrigation on yield and quality of grape-vines. **Acta Horticulture**, The Hague, n. 171, 457-460, 1985.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant physiology**. Belmont: Wadsworth, 1991. 682 p.
- SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HAMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, Washington, v. 148, p. 339-346, 1965.
- SCHULTZ, H. R. Seasonal and nocturnal changes in leaf age dependent dark respiration of grapevine sun and shade leaves: modelling the temperature effect. **Viticulture and Enology Science**, [S.l.], n. 46, p. 129-141, 1991.
- SHIKHAMANY, S. D. Physiology and cultural practices to produce seedless grapes in tropical environments. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE VITICULTURA E ENOLOGIA, 9., Bento Gonçalves, 1999. **Anais...** Bento Gonçalves: Embrapa-CNPV, p. 43-48, 1999.
- SKENE, K. G. M. The relationship between the effects of CCC on root growth and cytokines levels in the bleedingsap of *Vitis vinifera* (L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 21, n. 67, p. 418-431, 1970
- SMART, R. E.; COOMBE, B. G. Water relations of grapevines, In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Water deficits and plant growth**. New York: Academic Press, 1983. v. 7, p. 137-196.
- SOARES, J. M.; BASSOI, L. H. Distribuição do sistema radicular de videiras em vertissolos sob irrigação localizada. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 25., 1995, Viçosa. **O solo nos grandes domínios morfoclimáticos do Brasil e o desenvolvimento sustentado: resumos...** Viçosa: SBCS, 1995. v. 4, p. 1865-1867.
- SOUZA, C. R.; MAROCO, J. P.; SANTOS, T.; RODRIGUES, M. L.; LOPES, C.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 106, p. 261-274, 2005a.
- SOUZA, C. R.; MAROCO, J. P.; SANTOS, T.; RODRIGUES, M. L.; LOPES, C.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Grape berry metabolism in field-grown grapevines exposed to different irrigation strategies. **Vitis**, Geneva, v. 44, n. 3, p. 103-109, 2005b.
- SZYJEWICZ, E.; ROSNER, N.; KLIEWER, W. Etephon ((2-chloroethyl) phosphonic acid, ethep, CEPA) in viticulture. A review. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, v. 35, p. 117-123, 1984.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 3rd ed. Sunderland: Sinauer, 2002. 728 p.



TEIXEIRA, A. H. de C. ; AZEVEDO, P. V. Zoneamento agroclimático para a videira européia no Estado de Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 4, p. 139-145, 1996.

VANZYL, J. L.; WEBER, H. W. The effect of various supplementary irrigation treatments on plant and soil moisture relationship in a vineyard. (Vitis vinifera, var. Chenin Blanc). South África. **Journal of Enology and Viticulture**, Pretoria, v. 2, p. 89-99, 1981.

VENTURIN, M.; SANTOS, H. P.; SANTOS, R. N. Caracterização do potencial fotossintético em videiras cultivadas na serra gaúcha. CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 9., 2003, Atibaia, SP. **Resumos...** Atibaia: Vieira, 2003. v. 15, p. 64.

WILDMAN, W. E.; NEJA, R. A.; KASIMATIS, A. N. Improving Grape Yield and Quality with depth-controlled irrigation. **American Journal of Enology and Viticulture** Reedley, v.27, p. 168-175, 1976.

WILLIAMS, L. E Grape. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A. A. (Ed.). **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York: Marcel Dekker, 1996. p. 851-880

WILLIAMS, L. E.; BISCAY, P. J.; SMITH, R. J. Effect of interior canopy defoliation on berry composition and potassium distribution on Thompson Seedless grapevines. **American Journal of Enology and Viticulture**, Reedley, n. 38, p. 287-292, 1987.

WILLIAMS, L. E.; MATTHEWS, M. A. Grapevine. In STEWART, B. A.; NIELSON, D. R. (Ed.). **Irrigation of agricultural crops**. Madison, USA.1990. p.1019-1055. (Agronomy, 30).

WINKLER, A. J.; COOK, J. A.; KLIEWER, W. M.; LIDER, L. A. **General viticulture**. Berkeley: University of California Press, 1974. 710 p.